

УДК 632.4:634.754

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГРИБОВ
РОДА РНУТОРНТНОКА —
ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ФИТОФТОРОЗА ЗЕМЛЯНИКИ**

Е. И. ИЛИЕВА

(Кафедра фитопатологии)

Установлено паразитирование на землянике трех видов грибов рода *Phytophthora*: *Ph. castorum*, *Ph. citricola*, *Ph. cryptogea*. Проведено детальное изучение морфологических особенностей патогенных организмов. Описаны симптомы заболеваний, вызванных разными видами, и развитие патологического процесса при различных условиях окружающей среды. Подтверждена возможность бессимптомного (скрытого) протекания заболевания.

В условиях интенсивного земледелия, когда севообороты упрощаются до монокультуры, наблюдается усиление проявления болезней, вызываемых почвенными патогенными микроорганизмами, в частности грибами рода *Phytophthora*, на различных растениях-хозяевах, в том числе и на землянике. На этой культуре увеличились ареал и вредоносность давно известных видов *Ph. castorum* (Leb. et Cohn) Schroeter [4, 9, 10, 12, 17] и *Ph. fragaria* Hickman [6, 7, 9, 11], отмечено также

паразитирование новых видов *Ph. nicotianae* B. de Haan var. *parasitice* (Dastur) Waterhouse [13] и *Ph. citricola* Sawada [3, 5].

С целью установления распространенности и паразитирования на землянике грибов данного рода нами проведены обследование земляничных насаждений, фитопатологический анализ образцов больных растений и описание симптомов при естественном и искусственном заражении растений.

Методика

Образцы больных растений были взяты из разных районов Болгарии, из совхоза «Память Ильича» Московской области и на полях лабораторий защиты растений и плодоводства ТСХА. Присутствие грибов устанавливали путем выделения их в чистые культуры стандартными микологическими методами на агаровых питательных средах, а также выдержкой хорошо промытых и поверхностно простерилизованных кусочков растительной ткани больных растений в стерильной воде с добавлением лепестков гвоздики согласно модифицированному нами методу Пончета [15]. В последнем случае через 2—3 дн под

микроскопом наблюдали формирование репродуктивных органов грибов. Искусственную инокуляцию растений проводили следующим образом. В почву вносили 7-дневную чистую культуру гриба на овсяном агаре (по 1 чашке Петри на горшок с одним растением), затем обильно поливали и помещали в тепличные условия. Инокуляцию растений проводили в два срока. Полученные изоляты грибов идентифицировали по [5, 9, 13, 19, 20, 21]. Анализ структурных форм грибов проводили с помощью микроскопа «Ампливаль» ($\times 800$).

Результаты

Обследование земляничных насаждений, анализ больных растений и идентификация полученных изолятов свидетельствуют о распространении трех видов грибов рода *Phytophthora*: *Ph. cactorum* (Leb. et Cohn) Schroet., *Ph. citricola* Sawada, *Ph. cryptogea* Pethyb. et Laff, особенно *Ph. cactorum*. Изоляты этого вида выделили с больных растений сортов Фестивальная, Кулон, Талисман и Редгонтлет (лаборатория защиты растений ТСХА, совхоз «Память Ильича»), изоляты вида *Ph. citricola* — с сортов Редгонтлет и Кембридж Фаворит (АПК «Костенец», Софийский округ, НРБ), а *Ph. cryptogea* — с неизвестного сорта земляники (АПК «Чупрене», Видинский округ, НРБ).

У всех изолятов, идентифицированных как вид *Ph. cactorum*, формировались характерные для вида спорангии с четко выраженным со-

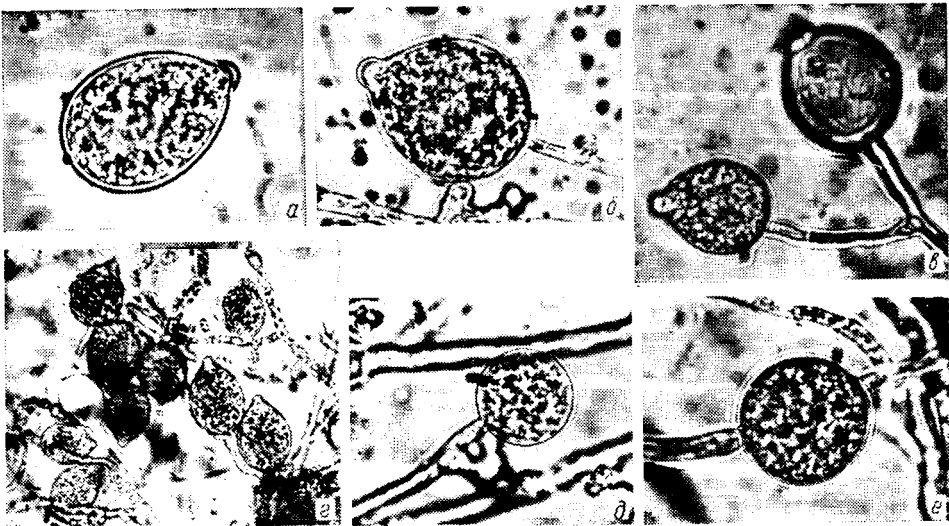


Рис. 1. *Phytophthora cactorum* (Leb. et Cohn.) Schroeter.

a — спорангий отчлененный с короткой ножкой; *б* — спорангий на простом спорангиеносце; *в* — спорангий на разветвленном спорангиеносце; *г* — группа спорангиев; *д* — терминальная хламидоспора; *е* — интеркалярная хламидоспора.

Размеры репродуктивных органов (мк) у видов *Phytophthora*

Вид	Спорангий			Оогоний	Ооспора	Антеридии
	длина × ширина	индекс Длина: ширина	длина ножки	диаметр		длина × ширина
<i>Ph. cactorum</i>	(21,6 ÷ 45) × (18 ÷ 33,6)	1,38	2,1 ÷ 4,2	21,6 ÷ 34,0	19,1 ÷ 27,6	(8,4 ÷ 20) × (8 ÷ 13)
<i>Ph. citricola</i>	(25,4 ÷ 53) × (19 ÷ 36)	1,3 ÷ 1,7	—	21,2 ÷ 42,4	20,1 ÷ 39,2	(8,4 ÷ 12,72) × (6,3 ÷ 10,6)
<i>Ph. cryptogea</i>	(25 ÷ 65) × (19 ÷ 42)	1,7	—	25 ÷ 37,5	20 ÷ 31,8	(12,5 ÷ 20) × (10 ÷ 20)

сочком на вершине (рис. 1). Они были округлой, лимоновидной или обратнотрушевидной формы. Спорангии образовывались на единичных (рис. 1, б) или же разветвленных спорангиеносцах (рис. 1, в). В отдельных случаях на спорангиеносцах наблюдались небольшие вздутия (рис. 1, б). Особенно характерным (с таксономическим значением) признаком для этого гриба было легкое отчленение спорангия от спорангиеносца короткой ножкой (рис. 1, а). Длина ножки варьировала от 2,12 до 4,24 мк (таблица). Размеры спорангиев находились в пределах (21,6 ÷ 45 мк) × (18 ÷ 33,6 мк). Формирование спорангиев наблюдалось как на агаровых средах, так и в стерильной воде.

Известно, что некоторые изоляты *Ph. cactorum* могут формировать хламидоспоры, тогда как у других этого не отмечается [8, 9, 19, 20]. Нами наблюдалось наличие как терминальных (рис. 1, д), так и интракалярных хламидоспор (рис. 1, е), размеры которых составляли в среднем 21,6 мк. Однако у них не было утолщенной оболочки и темноватой окраски, характерных для большинства видов данного рода.

На эту особенность указывалось и в работе [18]. Формирование органов полового спороношения наблюдали всегда как на агаровых питательных средах, так и в стерильной воде и в тканях зараженных растений. Оогонии округлые, с тонкой гладкой оболочкой, диаметр их у отдельных изолятов в среднем составляет 26,0—26,4 мк. У большей части оогониев имеется воронковидное удлинение в нижнем конце (рис. 2, б). По данным [14, 20, 21], диаметр оогониев часто находится в пределах 25—32 мк, очень редко — до 40 мк, в отличие от *Ph. citri-*

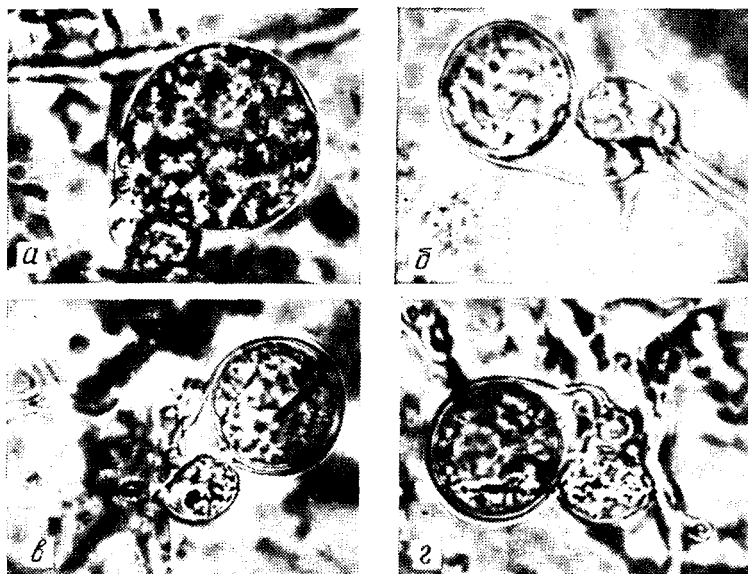


Рис. 2. *Ph. cactorum*.

оогоний и антеридий с округлой формой; б — оогоний с воронковидным женом и удлиненный антеридий; в, г — оогоний, антеридии, ооспоры.

cola. Ооспоры округлые, с двухслойной оболочкой, желтоватого оттенка, средний диаметр равняется 23,5 мк. Наблюдаются аплеротические и плеротические ооспоры, которые полностью заполняют оогоний. Антеридии бесцветные, с тонкой оболочкой, в основном парагнанные, шаровидные (рис. 2, а), булабовидные или неправильно-шаровидные (рис. 2, в, г), иногда немного удлинненные (рис. 2, б). Антеридии всегда формируются рядом с оогониями и прикреплены близко к их основанию.

Нарастание мицелия на агаровых питательных средах зависит от состава среды. На овсяном и кукурузном агарах отмечалось образование субстратного мицелия и реже — воздушного мицелия, тогда как на картофельно-декстрозном или картофельно-глюкозном агаре воздушного мицелия формировалось больше. При разрастании воздушного мицелия колония приобретала вид розетки с закругленными краями, иногда наблюдалось образование однородных колоний.

При изучении влияния температуры на рост колонии и формирования спорангиев отмечалось нарастание мицелия в температурных пределах 8—30°C с оптимумом 21—27°C. Наблюдавшийся нами температурный оптимум указывается и в работах [8, 20], он был немного выше в исследованиях [2] и ниже — в [16]. В последнем случае максимальный рост происходил при 25—30 °C. В крайних температурных границах для роста мицелия формирования спорангиев не наблюда-

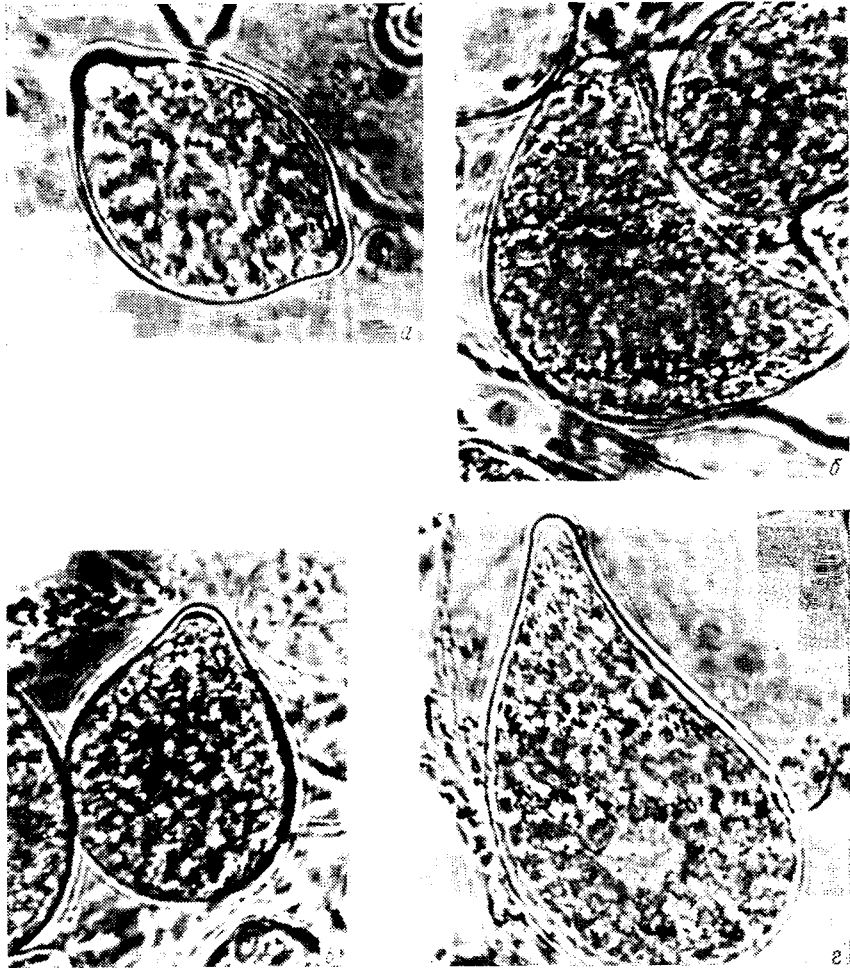


Рис. 3. *Ph. citricola* Sawada.

а, б — спорангии с двумя сосочками; в, г — спорангии с одним сосочком.

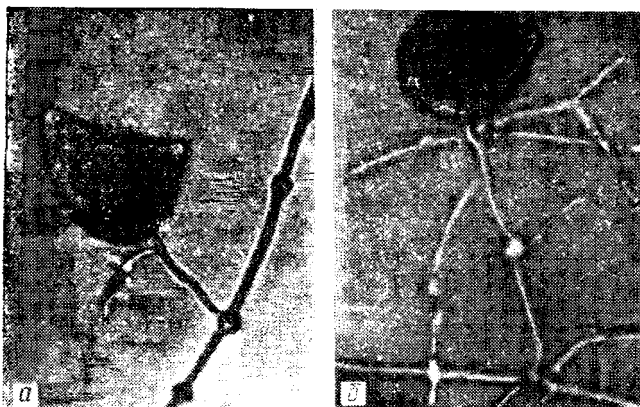


Рис. 4. *Ph. citricola*.
а, б — спорангии и спорангиеносец со вздутиями.

лось. Они образовывались в интервале температур 10—27 °С (оптимум при 21 °С).

Изоляты, идентифицированные как *Ph. citricola*, отличались более быстрым ростом на питательных средах, чем *Ph. sacorum*, образование воздушного мицелия на картофельно-декстрозном агаре у них более обильное. Нарастание колонии мицелия хризантемоподобное, очертания заостренных краев четкие. Исследователи [18—20] считают, что такое нарастание колонии характерно для *Ph. citricola*. Формирование спорангиев на агаровых питательных средах встречается крайне редко, тогда как они обильно образуются в водных культурах — одна из особенностей, которой этот вид отличается от *Ph. sacorum* [19]. Спорангии отличаются округлым основанием и нечетко выступающим сосочком. Форма обратногрушевидная, часто неправильная, отмечаются сосочки с двумя вершинами (рис. 3, а). Наличие искривленных спорангиев и двух сосочков считается характерной особенностью этого вида [14, 19, 20]. Размеры спорангиев находятся в пределах $(25,4 \div 53 \text{ мк}) \times (19 \div 36 \text{ мк})$. Кроме того, для этого вида обычно наличие вздутий на спорангиеносцах, чаще всего в местах их разветвления [19], что наблюдалось и в наших опытах (рис. 4).

Формирование органов полового спороношения наблюдали как на агаровых питательных, так и жидких средах. Оогонии — сферические, диаметр 21,2—42,4 мк. Сходные размеры для оогониев указаны еще в работах [8, 9]. Ооспоры почти заполняют оогонии, диаметр их равняется 20,1—39,2 мк. В протоплазме ооспоры четко видна масляная глобула (рис. 5, в). Антеридии парагинные, только в двух случаях — амфигинные, что не исключено для этого вида [19]. Антеридии моноклинные, если прикрепляются у оогониевого стебелька (рис. 5, б, в), и диклинные, если находятся на некотором расстоянии от него (рис. 5, а). Размеры антеридиев меньше, чем у *Ph. sacorum*, — $(4,4 \div 12,7 \text{ мк}) \times (6,3 \div 10,6 \text{ мк})$, т. е. несколько больше, чем указано в работах [19, 20]. Мицелий нарастал при температурах 5—32 °С (оптимум при 27 °С).

Изоляты, идентифицированные как *Ph. cryptogea*, отличались обильным образованием воздушного мицелия на всех питательных средах. На старых гифах часто наблюдали септы. Формирование спорангиев констатировали только в жидких средах (в воде, почвенном экстракте, растворе Петри или гороховом экстракте). По форме спорангии обратногрушевидные, без сосочков, иногда с хорошо заметной вакуолей в протоплазме. Их размеры варьируют в границах $(25 \div 65 \text{ мк}) \times (19 \div 42 \text{ мк})$, индекс длина : ширина равняется 1,7. Спорангии формируются на простых или симподиально разветвленных спорангиеносцах. После освобождения зооспор из спорангия в месте их выхода наблюдается широкое отверстие. Спорангиеносцы обычно тонкие, иногда с утолщениями под спорангием. Характерной особенностью гриба является формирование мицелиальных вздутий угловато-

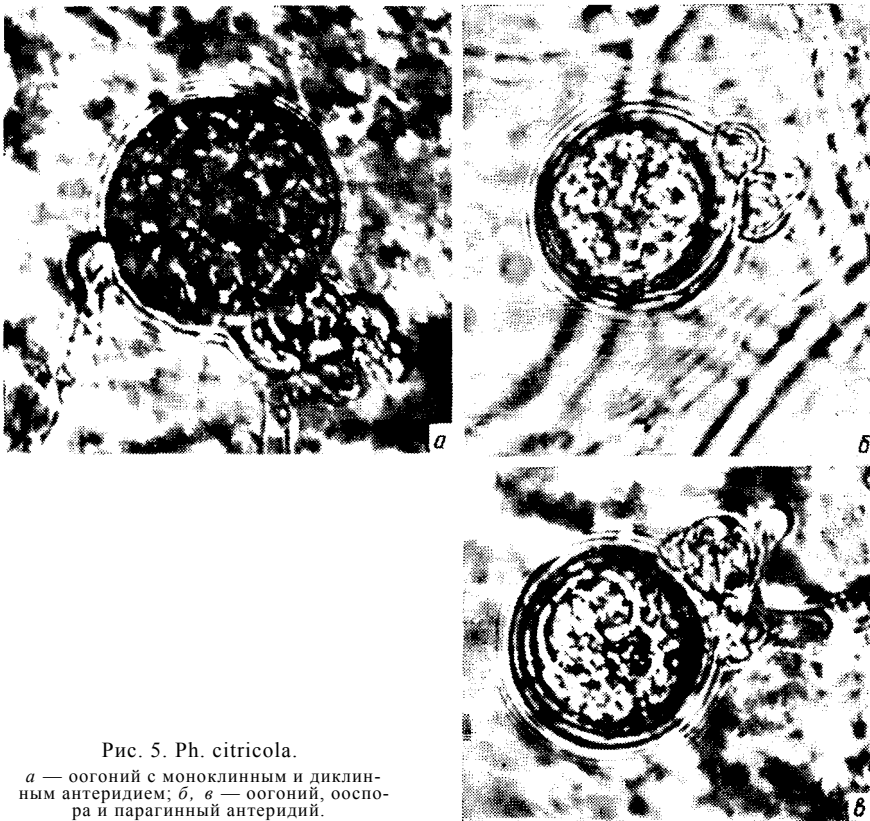


Рис. 5. *Ph. citricola*.

а — оогоний с моноклиным и диклиным антеридием; *б, в* — оогоний, ооспора и парагинный антеридий.

округлой или округлой формы размером 12—25 мк, чаще всего группами (рис. 6). Формирование органов полового спороношения наблюдали только после скрещивания изучаемых изолятов с изолятами *Ph. sputogea* и *Ph. cinnamomi*. Это указывает, что изучаемые изоляты имеют тип совместимости A_1 . Оогонии округлые или с удлинением у основания, диаметр 25—37,5 мк. Антеридии всегда амфигинные, округлые или цилиндрично-удлиненные. Ооспоры округлые, с толстой гладкой оболочкой (диаметр их 20—31,8 мк), почти заполняющие оогонии. Рост ооспор отмечен в диапазоне 5—30 °С (оптимум при 25°), формирование спорангиев — при температурах 15—25 °С.

Симптомы заболевания у растений наблюдали как при естественном заражении, так и после искусственной инокуляции. При естественном заражении грибом *Ph. castoigum* вначале внезапно увядают листья (часто без изменения окраски), и прежде всего нижние, а в отдельных случаях и центральные. Наблюдается также некроз у периферии листовой пластинки без изменения окраски или при изменении ее до темно-коричневой. В некоторых случаях ткани листовой пластинки желтели по жилкам. У основания черешков листьев больных растений наблюдался некроз ткани, которая приобретала темно-коричневую окраску. (Иногда такой же некроз вызывают грибы рода *Botrytis* и *Rhizoctonia*.) Отмечался переход некроза ткани вверх по черешку листа на листовую пластинку. Некроз ткани листовой пластинки занимал в отдельных случаях от 1/3 до 1/2 ее поверхности, при этом соседние ткани приобретали бледно-зеленую или желтовато-зеленую окраску. Некроз ткани был и на цветоносах, с которых переходил на ягоды, при этом последние меняли окраску. Весь цветонос и ягоды засыхали. В отдельных случаях некроз проявлялся только на единичных чашелистиках. На поверхности зеленых ягод появлялись бурые пятна, а на созревающих — желтовато-коричневые. И те и другие ягоды имели ре-

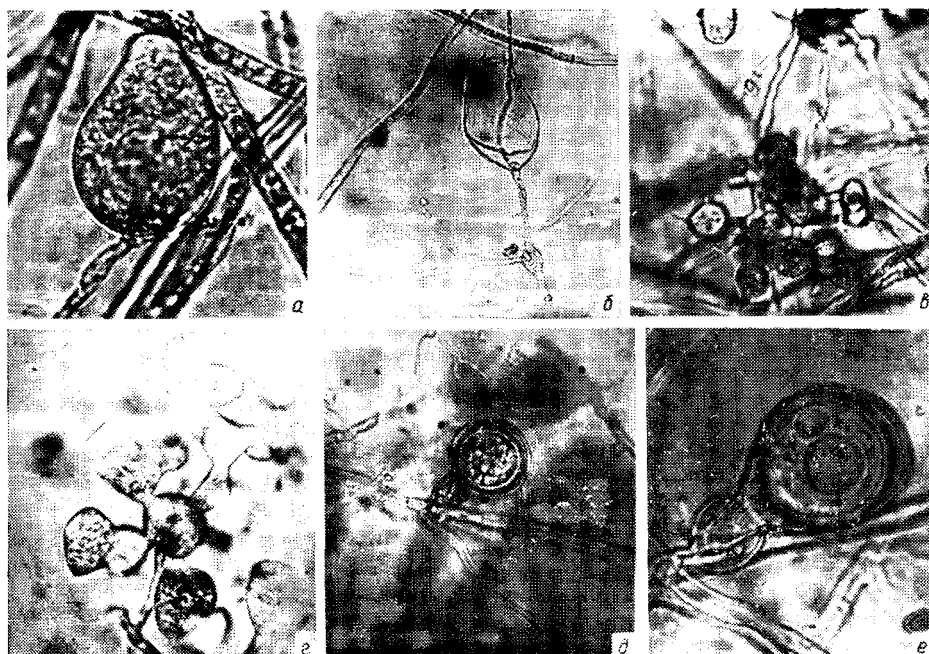


Рис. 6. *Ph. cryptogea* Pethyb. et Laff.

a — спорангий на простом спорангиеносце; *b* — пролиферация спорангиеносца через пустой спорангий; *в, г* — мицелиальные вздутия; *д, е* — оогоний с округлой и удлинненной формой, антеридий, ооспора.

зиноподобную консистенцию мякоти. У больных растений отмечалось отмирание корней, степень которого зависела от продолжительности патологического процесса. У одних растений отмирали только отдельные корни, которые приобретали темно-коричневую окраску, у других — вся корневая система. При продольном срезе утолщенной части обнаруживались побурение проводящих сосудов, некротические пятна (чаще всего в местах отхода черешков или у верхушки корня) и даже полный некроз стебля (окраска варьировала с кирпично-коричневой до темно-коричневой). У больных растений с симптомами болезни подтверждено присутствие патогена *Ph. cactorum* путем его реинкуляции на питательную среду или выдержкой в стерильной воде.

При проведении искусственной инокуляции растений (внесение чистой культуры гриба в почву) проявление заболевания зависело от условий окружающей среды и чувствительности растений. Так, при инокуляции, проведенной в мае 1986 г. в теплицах лаборатории защиты растений, заболевание на сорте Фестивальная отмечалось через 9 дн. после внесения инокулята. Позже проявлялись симптомы на сорте Зенга Зенгана — через 22 дн. и на сорте Редгонтлет — через 30 дн. При инокуляциях, проведенных в Институте защиты растений в Костинброде (НРБ), первые симптомы болезни наблюдали через 8 дн. после инокуляции. При выдерживании этих растений из почвы спустя 14 дн. после инокуляции отмечался некроз части корней, а при разрезе стебля — некроз у основания черешка, а также потемнение проводящих сосудов начиная с верхней части главного корня. Такие же симптомы были и при инокуляции грибом *Ph. citricola*.

На неспелых ягодах земляники через 4 дн. после инокуляции появлялись коричневые пятна, которые через 2 дн. покрывались белым налетом. Зараженные ягоды отличались резиноподобной консистенцией и горьким вкусом. Последний считается характерным диагностическим признаком для *Ph. cactorum* [1].

Другую картину наблюдали в августе 1986 г. при инокуляции растений изолятами грибов *Ph. cactorum*, *Ph. citricola* и *Ph. cryptogea*.

После инокуляции растений сорта Фестивальная изолятом *Ph. castor-gium* характерные для заболевания симптомы не проявлялись долгое время. Впоследствии отмечалось отмирание отдельных старых листьев без видимого некроза на черешках, подобное естественному отмиранию старых листьев. Аналогичное явление наблюдалось в исследованиях [12], где изучалась хроническая форма заболевания.

Через 2 мес после инокуляции у взятых выборочно нескольких инокулированных растений без характерных симптомов болезни обнаружено наличие некротированной ткани с коричневой окраской только у отдельных корешков. Вся остальная корневая система была совершенно здоровой. При помещении в стерильную воду на зараженных корешках отмечено массовое формирование характерных для *Ph. castor-gium* спорангиев, а также небольшое количество оогониев и антеридиев. В начале мая проявились типичные симптомы заболевания: увядание растений, некроз листовых пластинок по периферии, черешков и цветоносов. Очевидно, в это время создались более благоприятные условия для развития заболевания. Симптомы болезни наблюдались и на подземных органах. Анализ растительных тканей в стерильной воде подтвердил наличие патогена *Ph. castor-gium*.

Такой же характер развития заболевания в этих опытах отмечен и при инокулировании растений изолятами грибов *Ph. citricola* и *Ph. caryotoga*. В стерильной воде на зараженных растительных тканях развивались соответствующие спорангии.

Отмеченные различия во времени проявления симптомов заболевания свидетельствуют о влиянии условий окружающей среды на патологический процесс. Этим и объясняются наблюдаемые в естественных условиях два пика проявления болезни: весной — ранним летом и осенью. Проявление фитофтороза на землянике весной и осенью отмечалось и другими авторами [1, 12].

Характерной особенностью грибов рода *Phytophthora* является их большая пластичность, в частности способность к переходу из одной структуры в другую в зависимости от условий среды, что обеспечивает им устойчивость к засухе и пониженным температурам. Наблюдаемое бессимптомное развитие инфекционного процесса является реакцией фитофторозных грибов на неблагоприятные условия и способом само-сохранения. Латентное существование возбудителя является одной из причин массового распространения фитофтороза с посадочным материалом земляники.

Выводы

1. Симптомы заболевания не могут служить диагностическим признаком для разграничения видов *Ph. castor-gium*, *Ph. citricola*, *Ph. caryotoga*. Характер проявления симптомов в значительной степени определяется условиями окружающей среды, прежде всего температурой и влажностью. Патологический процесс интенсивнее развивается при температуре 20—25 °С; при температурах ниже и выше указанной инкубационный период удлиняется и протекает бессимптомно.

2. Латентная инфекция приводит к распространению фитофтороза земляники с посадочным материалом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Н. Ф. Фитофтора на землянике. — Микология и фитопатология, 1968, т. 2, вып. 6, с. 471—474. — 2. Айсберг Е. В. К вопросу сохранности в почве жизнеспособности гриба *Ph. castor-gium* Schroeter. — Вестн. ЛГУ, 1976, № 15, вып. 3, с. 150—151. — 3. Дроздовой И. Э. М., Барбатунова Г. А. Ранее не отмечавшийся вид фитофторы. — Плодоовощное хоз-во, 1986, № 6, с. 37 — 38. — 4. Дроздовский Э. М., Бар-
батунова Г. А. Фитофтороз земляники. — Плодоовощное хоз-во, 1986, № 12, с. 24—28. — 5. Илиева Е., Колева Н. Гр. и лозарска наука, 1984, XXI, № 7, с. 42—48. — 6. И син М. М. Болезни земляники. — В кн.: Болезни сада. Алма-Ата: Кайнар, 1984. — 7. Наков В. Растителна защита, 1976, № 8, с. 30 — 32. — 8. Новотельнова Н. С., Пыстина К. А. Флора споровых растений СССР. Т. XI: Грибы. — Л.: Наука,

1985 — **9.** Новотельнова Н.С. Фитотфторовые грибы. — Л.: Наука, 1974. — **10.** Gillies G. L., Balle. — Fruit beige, 1985, vol. 53, N 410, p. 92—96. — **11.** Graberg Maria. — Bull Eppo, 1984, vol. 14 (2), p. 97—106. — **12.** Harris D.S., Stickels I. E. — Plant Pathology, 1981, vol. 30, N 4, p. 205—212. — **13.** Mutsuzaki Masafumi, Kan Masamitsi, Kiso Akire. — Ann. Phytopathol. — Soc. Jap., 1980, vol. 46, N 2, p. 179—184. — **14.** Newhook F. I., Waterhouse G. M., Stamps D. I. — Mycol. Pap., 1978, vol. 143, p. 20. — **15.**

Ponchet I., Ricci P., Andreolj Claudine, Auge G. — Ann. Phytopathol. 1972, vol. 4 (2), p. 97—108. — **16.** Roncadori R. W. — Phytopathology, 1965, vol. 55, N 5, p. 595—599. — **17.** Seipp D. — Obstbau, 1983, Jg. 8, H 3, S. 102—109. — **18.** Tucker C. M. — Univ. Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bull, 1931. — **19.** Waterhouse Z. M. — Trans. Brit. Mycol. Soc, 1957, vol. 40 (3), p. 349—357. — **20.** Waterhouse Z. M. — Mycol. Papers, 1963, N 92. — **21.** Waterhouse Z. M. — Mycol. Papers, 1970, N 122.

Статья поступила 16 июля 1987 г.

SUMMARY

Parasitism of three fungal species of *Phytophthora* genus — *P. cactorum*, *P. citricola*, *P. cryptogea* — on strawberry has been established. Morphologic specificities of pathogenic organisms were studied in details. Symptoms of diseases caused by different species and development of pathologic process under different environmental conditions are described. The possibility of symptomless (latent) course of disease is confirmed.